

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Anna Kinštová

FUNKCE VELIKOSTI REPERTOÁRU U PĚVCŮ

Functions of repertoire size in passerines

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2012

PROHLÁŠENÍ:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 05. 2012

Anna Kinštová

PODĚKOVÁNÍ:

Děkuji zde zejména své školitelce Tereze Petruskové za její odborné konzultace, nesmírnou trpělivost a v neposlední řadě za cenné rady a komentáře. Zároveň bych chtěla na tomto místě poděkovat i svým rodičům za jejich finanční podporu po celou dobu mého studia.

Abstrakt

Při komunikaci využívají pěvci signály vizuální a vokální. Vizuální mají oproti vokalizaci několik nevýhod, například při nižší viditelnosti mohou být hůře detekovatelné. Naproti tomu signály vokalizační mohou být zřetelné i za těchto podmínek a u pěvců jsou určitě nejběžnějším a nejrozvinutějším způsobem komunikace. Ptačí vokalizaci lze rozdělit do dvou základních skupin, na zpěvy a volání. Zpěv má, zejména u pěvců v mírném pásu, dvě hlavní funkce. Hraje roli při obraně teritoria a zároveň slouží k přilákání partnerky.

Zpěv může být v rámci jednoho druhu značně variabilní a jedinci se mohou lišit velikostí repertoáru, tedy počtem typů zpěvu nebo slabik, jež používají. Prozatím přetrvává předpoklad, že se repertoár vyvinul jako odpověď na sexuální selekci samic, které měly preferovat partnery vlastnící větší repertoár. V takovém případě by se velikost repertoáru dala považovat za fenotypový znak, který by měl samicím sloužit jako spolehlivý indikátor nějakých kvalit samce. Samice by tedy mohla díky rozmnožování se samcem, který vlastní velký repertoár, získat přímé i nepřímé výhody. Proto se ve své bakalářské práci zabývám otázkou týkající se funkce velikosti repertoáru. Zejména se zaměřuji na možné výhody, které by samice mohla obdržet díky páření se samcem vlastnícím velký repertoár. Nicméně práce, jež jsem pro tuto rešerši shromáždila, spíše nepodporují hypotézu, že preference samic pro samce vlastnící velký repertoár je rozšířena napříč mezi všemi druhy.

klíčová slova: velikost repertoáru, funkce repertoáru, přímý zisk, nepřímý zisk, samičí preference, pěvci

Abstract

Songbirds use visual and vocal signals to communicate. Visual signals have several disadvantages, for example they are more difficult to detect in darkness or poor light. On the contrary vocal signals, the most typical and advanced way of communication in passerines, can be noticeable even in these conditions. Vocalizations can be divided into songs and calls. The two main functions of a song, especially in songbirds living in temperate zone, are to defend a territory and to attract a mate.

The songbirds have a considerable variety in songs among particular species. Moreover, the individual of the same species can differ greatly in their repertoire size. This means they have different number of song types or syllables. Currently we assume that repertoires have arisen in response to widespread female preference for mates with larger repertoires. The evolution of repertoire complexity was driven by a sexual selection of females preferences. In this case the repertoire size is considered to be a phenotypic trait which should work as an honest indicator of male quality. Therefore females could obtain direct and indirect benefits.

I study the functions of repertoire size in passerines in my bachelor thesis. I focus in particular on possible benefits that females could gain from pairing with males with a large repertoire. However up-to-date studies do not support the hypothesis that female preferences for males with larger repertoire are widespread.

Key words: repertoire size, function of repertoire, direct benefit, indirect benefit, female preference, passerines

Obsah

ABSTRAKT	4
ABSTRACT	5
OBSAH.....	6
1. ÚVOD.....	7
Popis zpěvu.....	8
Výzkum velikosti repertoárů u pěvců.....	9
2. PREFERENCE PRO VĚTŠÍ REPERTOÁR	11
3. S ČÍM MŮŽE KORELOVAT VELIKOST REPERTOÁRU.....	12
A. <i>Přímý zisk pro samice</i>	12
Kvalita a velikost teritoria	12
B. <i>Nepřímý zisk pro samice</i>	14
Mimopárové kopulace	14
C. <i>Přímý i nepřímý zisk pro samice</i>	16
Věk	16
Samčí rodičovská péče	17
Míra parazitace	18
4. ZÁVĚR.....	20
5. SEZNAM LITERATURY	25
6. PŘÍLOHA	32

1. Úvod

Ptačí zpěv je jedním z nejpůsobivějších a nejpozoruhodnějších zvuků v přírodě, který fascinoval lidi již od nepaměti. Zpočátku však nebylo možné zpěv zkoumat jinak než vlastním sluchem. Za tímto účelem se zprvu používaly notové či slovní přepisy. Slovní přepisy, jež sloužily hlavně jako doplnění popisu pro identifikaci druhu v přírodě, mohly být zpodobněny buď celými větami, jako například u strnada obecného, *Emberiza citrinella*: „Kěž by si, sedláčku, chcíp“ nebo „Jak to sluníčko pěkně svítí“ (Procházka 2011), či mohly být vytvořeny jen složením jednoduchých slabik, jako například u budníčka menšího, *Phylloscopus collybita*: „cilp-calp“ a budníčka lesního, *Phylloscopus sibilatrix*: „síb síb síb síb sirrr“ (např. Černý & Drchal 1990). Obdobné zápisy pomocí hlásek se však používaly i pro vědecké účely (např. Ferry 1947). Další možností zaznamenání zpěvu byl notový zápis, který ale našel uplatnění především v hudbě. Ptačí zpěv byl inspirací pro nejednoho hudebního skladatele. Pravděpodobně nejznámějším z nich je francouzský skladatel a ornitolog Olivier Messiaen, jenž kupříkladu zhudebnil zpěv pěnkav (obrázek 1) a dokonce i ranní chorus ve svém díle „Le réveil des oiseaux“ (Messiaen 1955). Teprve kolem roku 1950 byl vynalezen zvukový spektrograf umožňující vizualizaci zvuku, který tak výrazně usnadnil a zobjektivnil jeho zkoumání. Pro studium ptačího zpěvu byl poprvé použit Thorpem (1954).



Obrázek 1: zpěv pěnkav Messiaen 1944 (Johnson 1975), převzato z Marler & Slabbekoorn (2004)

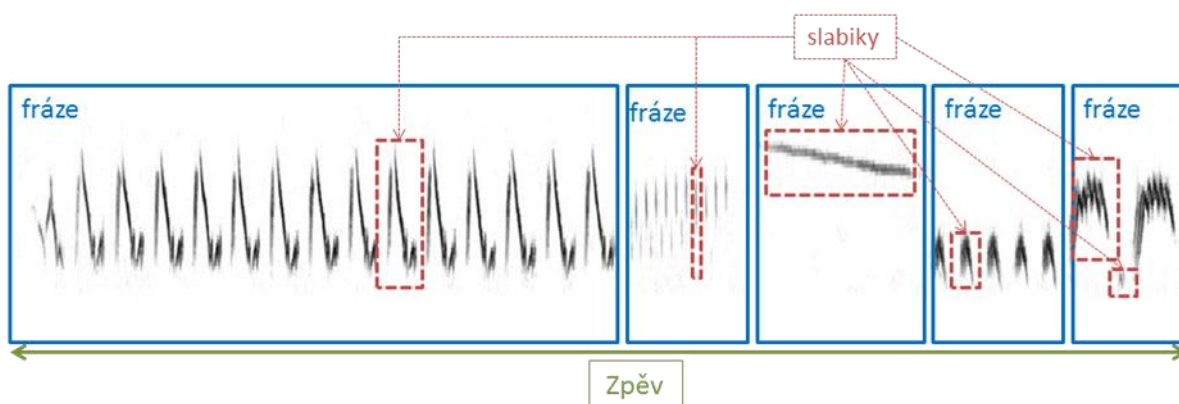
Bioakustický výzkum zažívá ohromný rozvoj i dnes. Díky moderním technologiím jsou nadále vyvíjeny další přístroje usnadňující nahrávání v terénu. Zároveň průběžně vznikají nové či jsou zdokonalovány starší bioakustické softwary umožňující stále detailnější analýzy vokalizace, jako například Raven (Bioacoustics Research Program 2011), XBAT (Figueroa 2007), Avisoft (Specht 2011) a mnohé další.

Zájem o bioakustiku v posledních několika málo desetiletích mnohonásobně vzrostl a i nadále rapidně narůstá. Důkazem toho je i stále se zvyšující počet prací zabývajících se problematikou ptačího zpěvu. Jen mezi lety 1995 až 2007 přibýlo na téma ptačí vokalizace minimálně tisíc odborných článků (Catchpole & Slater 2008). Řada otázek však zůstává i nadále nezodpovězena.

Popis zpěvu

Vokalizace pěvců může být rozdělena do dvou skupin, **zpěvy** a **volání** (Catchpole & Slater 2008). Volání bývají kratší, s prostým opakujícím se vzorem a vyskytují se u obou pohlaví v průběhu celého roku. Často jsou používána v konkrétních situacích, například jako varování proti predátorům, volání o pomoc, žebrání či svolávání k potravě. Volání bývají obvykle vrozená (Marler & Slabbekoorn 2004). Zpěv je většinou delší a složitější a může být vrozený i naučený. V temperátní zóně bývá nejčastěji doménou samců zpívajících nejvíce v relativně krátkém období rozmnožování (Catchpole & Slater 2008). Zpěv má jednak funkci teritoriální (obsazení a obrana teritoria) a zároveň hraje důležitou roli při lákání partnerky (např. Mountjoy & Lemon 1991, Marler & Slabbekoorn 2004, Catchpole & Slater 2008).

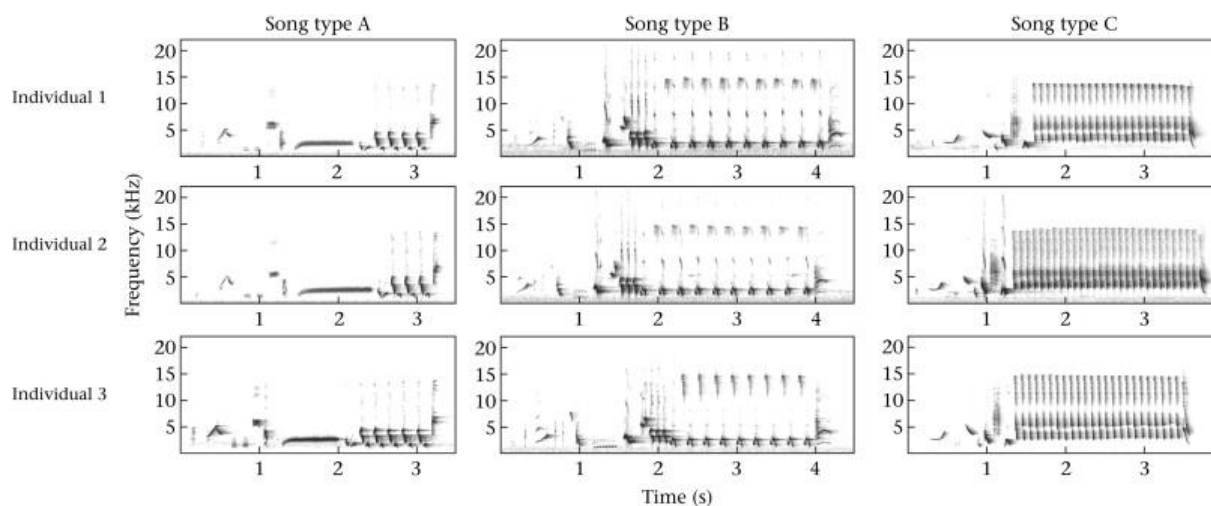
Zpěv je tedy komplikovanějším typem vokalizace a skládá se z řady jasně oddělitelných částí. Avšak terminologie užívaná pro popis ptačího zpěvu se často různí a není jednoznačná. Proto zde definuji pojmy tak, jak je budu používat v této práci. Základní stavební jednotkou ptačího zpěvu jsou **elementy** (ve starší literatuře mohou být označovány i jako noty). Z elementů se skládají **slabiky**, které jsou buď jednoduché (tvořeny jedním elementem) nebo mají komplexní strukturu (složeny z více elementů). Z opakujících se slabik se skládá **fráze** a spojení frází tvoří zpěv (obrázek 2).



Obrázek 2: sonogram zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*), podle nahrávky Terezy Petruskové

Většina pěvců může používat více verzí jejich typického druhového zpěvu (obrázek 3). Každá taková verze je nazývána typ z anglického „song type“ (Searcy 1982). Typem zpěvu se rozumí vždy stejná kombinace elementů a slabik (Searcy 1992). Souhrn všech typů zpěvu jednoho jedince se nazývá **repertoár** a obvykle je definován jako počet typů zpěvu. Repertoár však může být definován i na základě všech typů slabik používaných daným jedincem. Slabiky mohou být různě kombinovány a vytvářet tak odlišné typy zpěvu. Slabikový repertoár se častěji používá u druhů se středně složitým zpěvem (obrázek 2), jako je například linduška lesní, *Anthus trivialis*, (Petrusková et al. 2010) nebo rákosník velký, *Acrocephalus*

arundinaceus, (Catchpole 1986, Hasselquist et al. 1996, Forstmeier & Leisler 2004). Oproti tomu u některých druhů se složitým zpěvem, kde se produkce nových typů slabik jeví jako nekonečná, je mnohem praktičtější použít repertoár typů zpěvu (např. slavík obecný, *Luscinia megarhynchos* (Kipper et al. 2004)).



Obrázek 3: sonogram tří rozdílných typů zpěvu zpívaných třemi různými samci slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), převzato z Sprau & Mundry (2010)

Výzkum velikosti repertoárů u pěvců

Studie zabývající se velikostí repertoáru pěvců z hlediska jeho funkce lze podle přístupu rozdělit do dvou základních kategorií. Do první náleží laboratorní experimenty, jež se zabývají okamžitou behaviorální odpovědí na playbackové stimuly zastupující repertoár o různých velikostech (např. Baker et al. 1986, Nolan & Hill 2004). Druhou kategorií jsou terénní výzkumy na volně žijících jedincích, při kterých je obvykle zkoumána korelace mezi velikostí repertoáru a reprodukčním úspěchem samců (např. Reid et al. 2004).

V případě laboratorních experimentů jsou testované samice obvykle izolovány, a tak na rozdíl od volně žijících ptáků nemají zkušenosti s řadou sociálních interakcí, se smyslovými podněty či s dalšími samčími signalizačními znaky (např. Pasteau et al. 2004). Následkem toho může být jejich odpověď jiná než odpověď samic v přirozeném prostředí (Byers & Kroodsma 2009). Navíc se nejčastěji testují způsobem, kdy jim je injekčně podán hormon estradiol a je pozorováno, za jakých podmínek a jak často vystaví tzv. kopulační polohu (Searcy 1984, Baker et al. 1986, Hosoi et al. 2005). Důsledkem toho mohou být výsledky testů značně zavádějící. Oproti tomu terénní observační výzkumy jsou sice realističtější, ale ani ty nejsou dokonalé (Byers & Kroodsma 2009). Zaznamenat vše potřebné je při výzkumu ve volné přírodě téměř nemožné. Například skutečná velikost repertoáru

u pěvců se složitými zpěvy je obvykle odhadována pomocí analýzy dostupných nahrávek (Searcy 1984, Buchanan & Catchpole 1997).

Na základě mnoha laboratorních experimentů (např. Baker et al. 1986, Collins 1999) a taktéž terénních výzkumů (např. Buchanan & Catchpole 1997, Reid et al. 2004) vznikla hypotéza navrhuující, že samice preferují samce s větším repertoárem (Searcy 1992, Collins 1999, Buchanan & Catchpole 2000a). Tato hypotéza byla všeobecně přijata, a to i přesto, že řada dalších prací, jak laboratorních (Searcy et al. 1982, Nolan & Hill 2004), tak i z přirozeného prostředí (Catchpole 1986, Bell et al. 2004), ji nepotvrzovala. Díky těmto protichůdným výsledkům se Byers & Kroodsma (2009) domnívají, že samičí preference pro větší repertoár není všeobecně rozšířena napříč mezi druhy. Tento názor sdílí i patrně nejnovější studie, jíž na základě meta-analýzy dat ze starších prací provedli Soma & Garamszegi (2011). Prozatím tudíž neexistuje dostatek spolehlivých důkazů, které by tuto hypotézu bezpodmínečně potvrzovaly či vyvracely.

Ve své bakalářské práci se zabývám rešerší prací týkajících se otázky funkce velikosti repertoáru při samičím výběru partnera. Hlavním cílem je zjistit, může-li samotná velikost repertoáru, alespoň u některých druhů, například těch s jednoduchým zpěvem, nést informaci o kvalitě (ve smyslu kondice) svého nositele. Případně, zda spolehlivě vypovídá o dalších parametrech, jež mohou hrát roli při samičí volbě partnera.

2. Preference pro větší repertoár

U mnoha druhů pěvců zpívá každý jedinec řadu rozdílných typů zpěvu. Individuální repertoáry se tak v rámci jednoho druhu liší typy či počtem používaných slabik, popřípadě obojím. Tato rozmanitost je na mezidruhově úrovni samozřejmě ještě mnohem větší. Existence takové variability ve skladbě i velikostech repertoárů je stále ještě evoluční hádankou. Přináší sebou otázku, proč někteří pěvci používají značně propracované zpěvy, zatímco ostatní druhy si vystačí s mnohem jednoduššími způsoby vokalizace (Byers & Kroodsma 2009). Nejpravděpodobnější odpovědí na tuto otázku je, že velikost repertoáru vznikla jako důsledek sexuální selekce (Catchpole 1980, Searcy 1992, Marler & Slabbekoorn 2004, Catchpole & Slater 2008).

Sexuální selekce však může ovlivňovat evoluci velikosti repertoáru, jen pokud samice preferují samce s větším repertoárem. To znamená, že jejich výběr reprodukčního partnera je alespoň částečně založen na základě odlišností ve velikosti repertoáru (Byers & Kroodsma 2009). Repertoár proto lze považovat za fenotypový znak (Poesel et al. 2001) sloužící samicím při výběru partnera stejně tak, jako například ocasní pera páva (Catchpole 1987). V takovémto případě by se repertoár musel vyvíjet jako odpověď na preferenci samic pro větší „song type“ nebo slabikový repertoár (Byers & Kroodsma 2009).

Toto vše může probíhat, jen pokud samice získá přímý či nepřímý zisk díky rozmnožování se samcem s větším repertoárem (Searcy 1992, Buchanan & Catchpole 2000a). Přímý zisk má vliv na samici samotnou a zvyšuje její reprodukční úspěch. Například samice preferují páření se samci s větším repertoárem, protože ti obsazují lepší teritoria s více zdroji (Yasukawa et al. 1980, McGregor et al. 1981, Buchanan & Catchpole 1997) nebo jsou starší a zkušenější a s tím může být případně spojena i lepší rodičovská péče o potomky (Forslund & Pärt 1995, Buchanan & Catchpole 2000a, Balsby & Hansen 2010). Naproti tomu nepřímý zisk se odráží až v jejím potomstvu prostřednictvím genů partnera. Studie věnované této problematice se nejčastěji zabírají otázkou, zda samci s větším repertoárem vlastní „lepší“ alely, které ovlivňují životaschopnost jejich potomků (např. Hasselquist et al. 1996, Reid et al. 2005a).

3. S čím může korelovat velikost repertoáru

A. Přímý zisk pro samice

Kvalita a velikost teritoria

Mnoho prací se zabývá vztahem mezi velikostí repertoáru a vlastnostmi teritoria, zejména pak jeho kvalitou či velikostí (Yasukawa et al. 1980, McGregor et al. 1981, Catchpole 1986, Buchanan & Catchpole 1997, Reid et al. 2004). Kvalitní teritorium je pojem, který není jednoznačně určen. Každý druh potřebuje ke svému životu jiné podmínky, avšak všeobecně by kvalitní teritorium mělo být takové, které pozitivně ovlivňuje fitness jedinců obývajících toto teritorium. Proto existuje řada způsobů, jak kvalitu teritoria určit. Lze ji definovat na základě kvality a kvantity zdrojů, respektive množstvím a kvalitou potravy nebo bezpečných úkrytů vhodných pro hnízdění (Komdeur 1992, Tye 1992, Buchanan & Catchpole 1997, Sergio & Newton 2003). Dále se dá určit podle data obsazení během hnízdní sezóny, kdy se předpokládá, že kvalitnější teritoria jsou zabrána dříve (Searcy 1984, Alatalo et al. 1986, Lambrechts & Dhondt 1986, Lanyon & Thompson 1986, Lampe & Espmark 2003). Další možnost pro stanovení kvalitního teritoria spočívá v pozorování každoročního obsazení, za předpokladu, že teritoria obývaná v průběhu více hnízdních sezon, jsou výhodnější (Nilsson 1987, Lampe & Espmark 2003). Někteří autoři zahrnují do kvalitativních parametrů teritoria i míru mortality a počet odchovaných mláďat (Nilsson 1987, Sergio & Newton 2003). Kvalitní teritorium lze samozřejmě definovat, a často tomu tak bývá, i na základě kombinací výše uvedených vlastností.

Vhodným modelem pro zjištění důležitosti kvality teritoria, jakožto kritéria používaného při výběru partnera, jsou polygynní druhy. Zejména u nich lze předpokládat, že by samice měly preferovat samce obhajující kvalitní teritoria s dostatkem zdrojů. Sekundární samice se totiž většinou starají o své potomky samy, a proto by při výběru partnera měly dávat přednost především kvalitě prostředí a zdrojů (Catchpole 1980, Searcy 1982, Catchpole & Slater 2008). Kvalita teritoria by tak u polygynních druhů měla odrážet i množství samic v teritoriu. U řady druhů toto platí a u některých z nich se zároveň ukázalo, že tyto polygynní samci měli zřetelněji větší velikost repertoáru v porovnání s monogamními nebo nespárovanými samci (Catchpole 1986, Eens et al. 1991, Kroodsma 1977). Mezi polygynní druhy, u kterých byla korelace velikosti repertoáru a kvality či velikosti teritoria prokázána, patří například vlhovec červenokřídlý, *Agelaius phoeniceus*, (Yasukawa et al. 1980), vlhovec západní, *Sturnella neglecta*, (Kemperer Aweida 1995), rákosník proužkovaný, *Acrocephalus schoenobaenus*, (Buchanan & Catchpole 1997) či lejsek černohlavý, *Ficedula hypoleuca*, (Lampe & Espmark 2003). Například ale u polygynního rákosníka velkého se nepotvrdila souvislost mezi

velikostí repertoáru a velikostí teritoria (Catchpole 1986). Nicméně i přesto u něj byla prokázána silná závislost mezi konkrétními prvky určujícími kvalitu teritoria, jako je například množství kvalitních vodních povrchů s vysokými rákosy, a reprodukčním úspěchem (Catchpole 1986).

Preference samic pro samce vlastníci velký repertoár, protože tito samci obsazují větší či kvalitnější teritoria, byla prokázána i u několika monogamních druhů. Jednou z prvních prací, kde byl tento předpoklad testován, je studie provedená Howardem (1974) na drozdci mnohohlasém, *Mimus polyglottos*, kde doložil, že samci s větším repertoárem obsadili větší teritoria. Mezi další druhy, u kterých byla korelace velikosti repertoáru a kvality či velikosti teritoria prokázána, patří například sýkora koňadra, *Parus major*, (McGregor et al. 1981). Dále existují dokonce i studie zabývající se jedním druhem, při kterých autoři získávají zcela rozdílné výsledky. Tak je tomu například u sociálně monogamního strnadce zpěvného. Při laboratorním experimentu nebyly nalezeny žádné důkazy, že by velikost repertoáru měla souvislost s velikostí teritoria (Searcy et al. 1985). Tento závěr byl dále podpořen výzkumem volně žijících populací strnadce (Beecher et al. 2000, Reid et al. 2004). Oproti tomu výsledky starší terénní studie uvádějí, že samci strnadce s větší velikostí repertoáru obsazovali větší teritoria (Hiebert et al. 1989).

Většina výše uvedených studií napomáhá podpořit závěr, že si samice skutečně vybírají samce podle velikosti repertoáru, jež mohou užívat jako indikátor kvality teritoria. Avšak stejně tak je možné, že si samice vybírají samce pouze na základě kvality teritoria a velikost repertoáru s tím nijak nesouvisí. Například studie provedené na rákosníku velkém prokázaly, že navzdory tomu, že byla nalezena pozitivní korelace mezi velikostí repertoáru a množstvím samic v harému, kvalita teritoria byla vždy lepším indikátorem počtu samic než repertoár samotný (Catchpole 1986, Leisler et al. 1995). Obdobný problém byl nalezen i ve švédské populaci, kdy velikost repertoáru byla pozitivně korelována s velikostí harému, přičemž oboje se zvyšovalo s věkem. Navíc v této populaci starší samci přilétali dříve a obsazovali i lepší teritoria (Hasselquist 1994, Hasselquist 1998). Z toho vyplývá možnost, že samice si mohou vybírat partnery na základě kvality teritoria a preference pro větší repertoár je pouze vedlejším důsledkem (Forstmeier & Leisler 2004).

Prozatím tedy zůstává neobjasněno, zda samicím slouží repertoár jako indikátor kvality teritoria, či je to jen shoda okolností. Nicméně je velice zajímavé, že z druhů, u nichž byl zkoumán vztah mezi velikostí repertoáru a velikostí teritoria, pouze u strnadce zpěvného nalézáme i negativní výsledky. Avšak i v jeho případě existuje studie, kde byla korelace prokázána.

B. Nepřímý zisk pro samice

Mimopárové kopulace

Je známo, že pěvci obvykle žijí v sociálně monogamních párech. Avšak molekulární studie odhalily, že u většiny těchto druhů existují mimopárové kopulace. Důkazem toho jsou poměrně časté objevy mláďat v hnízdech monogamního páru, které mají jiného biologického otce než je „oficiální“ partner samice (Griffith et al. 2002, Hill et al. 2011). Přestože funkční význam mimopárových kopulací není prozatím zcela objasněn (Birkhead 1998, Hill et al. 2011), výhody pro samce jsou zcela zjevné: mohou potenciálně získat podstatně větší počet potomků. Nicméně v případě samic lze předpokládat, že nezískají žádný přímý zisk díky páření s mimopárovým partnerem. Z tohoto důvodu by samice měla vyhledávat mimopárové kopulace jen tehdy, získá-li díky nim nějaké genetické výhody pro své potomky (Hasselquist et al. 1996, Akçay & Roughgarden 2007). Otázkou těchto nepřímých samičích zisků se především zabývají dvě hypotézy, hypotéza „dobrých genů“ a hypotéza „kompatibilních genů“ (Neff & Pitcher 2005, Akçay & Roughgarden 2007). První hypotéza předpokládá, že díky páření samice s vhodným samcem získají jejich potomci výhodu v podobě lepších alel, které ovlivní jejich fitness, jako například životaschopnost (Kempnaers et al. 1992, Kempnaers et al. 1997, Hasselquist et al. 1996). Podle druhé hypotézy by samice měly zvětšit genetickou diverzitu svých mláďat pářením se samci s kompatibilními geny (Brown 1997, Neff & Pitcher 2005). Na základě interakce mezi jejich geny dojde k zvýšení životaschopnosti potomků například pomocí tzv. heterozygotní výhody (Trivers 1972).

Z toho vyplývá, že pokud pro samici při výběru mimopárového partnera nehraje žádnou roli ani kvalita teritoria ani rodičovské schopnosti samce (Searcy 1992), měl by být samičí výběr vhodného partnera nejspíše ovlivněn nějakým fenotypovým znakem indikujícím genetickou „vhodnost“ partnera. Tím může být například zbarvení (Sundberg & Dixon 1996, Yezerinac & Weatherhead 1997), ale i určitá charakteristika zpěvu, třeba velikost repertoáru (Searcy 1992, Hasselquist et al. 1996). Předpoklad, že velikost repertoáru funguje jako indikátor genetických kvalit, podporují i některé nedávné studie. Například Marshall et al. (2003) prokázali u rákosníka proužkovaného, že velikost repertoáru koreluje s heterozygotností samců. Podobné zjištění učinil i Reid et al. (2005b) na strnadci zpěvném.

Dále byl předpoklad, že samičí výběr mimopárového partnera je ovlivněn velikostí repertoáru, prokázán u rákosníka velkého (Hasselquist et al. 1996, Leisler et al. 2000), kdy se potvrdilo, že samci, kteří byli úspěšní při mimopárovém rozmnožování používali větší repertoár než ti, kteří byli podváděni. Obdobné zjištění učinili i Mennill et al. (2006). Nicméně v této studii na hýlu mexickém, *Carpodacus mexicanus*, bylo mimopárové páření

potvrzeno pouze u jednoho ze šestnácti samců. Tento jediný samec měl však více unikátních slabik než všichni ostatní samci. Opačně k tomuto závěru však existují výzkumy, kdy nebyla prokázána žádná korelace mezi velikostí repertoáru a úspěšností samce při mimopárovém páření, kupříkladu u budníčka temného, *Phylloscopus fuscatus*, (Forstmeier et al. 2002), lesňáčka žlutotemenného, *Dendroica pensylvanica*, (Byers 2007), budníčka většího, *Phylloscopus trochilus*, (Gil et al. 2007), strnadce zpěvného (Hill et al. 2011) či rákosníka proužkovaného (Buchanan & Catchpole 2000b). U posledně jmenovaného druhu navíc Marshall et al. (2007) dokonce prokázali, že mimopároví partneři používali menší repertoár než sociální partneři. V této práci se navíc autoři domnívají, že samice používají odlišná kritéria při výběru sociálního a mimopárového partnera. Pravděpodobně si vybírají za své sociální partnery samce, kteří vlastní větší repertoár, kvůli přímým ziskům, čímž může být například lepší péče ze strany otce. Autoři navíc spekulují, že by samice mohly vyhledávat mimopárové kopulace s mladšími partnery, kteří u tohoto druhu mají menší repertoár, aby získali genetické výhody pro své potomky anebo, že tímto způsobem testují mladé samce, jakožto potencionální partnery v následujících sezónách.

Většina výše zmíněných prací nepodporuje teorii, že sociálně monogamní samci s větším repertoárem jsou úspěšnější při získávání mimopárových samic. Možná proto se někteří autoři domnívají, že samci vlastní velký repertoár naopak z důvodu, aby propagovali sami sebe u svých partnerek, a tímto způsobem tak snížili jejich zájem o páření s jinými samci. Tedy aby jejich vlastní samice preferovaly spíše vnitropárové než mimopárové kopulace (Searcy 1992).

Nelze pominout ani fakt, že u mnoha druhů si samci své samice ve fertilní fázi střeží („mate guarding“) a součástí této strategie bývá i zpěv (Møller 1988, Cuthill & MacDonald 1990). Například Møller (1991) navrhl, že samci zpívají kvůli tomu, aby minimalizovali risk nevěry samic se sousedními samci, tedy z důvodu ochrany vlastních samic. Zároveň tím ale i propagují své kvality a zvyšují tak šanci získat cizí samici.

Avšak současné důkazy a všechny protichůdné závěry nenasvědčují tomu, že by si samice skutečně vybíraly mimopárové samce pouze na základě velikosti repertoáru. Navíc i Akçay & Roughgarden (2007) ve svém review, zabývajícím se otázkou mimopárového otcovství u ptáků, došli k závěru, že předpoklad, podle kterého se samice páří s mimopárovými partnery kvůli genetickým výhodám, nelze momentálně podpořit dostupnými důkazy. Otázky, podle čeho si samice vybírají mimopárového partnera a co tím vůbec získají, tak zůstávají i nadále nezodpovězeny.

C. Přímý i nepřímý zisk pro samice

Věk

Obecně se pěvci podle způsobu učení dělí do dvou skupin, na tzv. „druhy s neukončeným učením (open-learners)“, kde roste repertoár spolu s věkem (např. Nottebohm & Nottebohm 1978, Nicholson et al. 2007), a „druhy s ukončeným učením (age-limited)“, u kterých se skladba zpěvu s věkem nemění (např. Nordby et al. 2002, Riviera-Gutierrez et al. 2011). U první skupiny by samice mohla použít velikost repertoáru jako indikátor věku samce. Na tomto základě postavili svoji hypotézu Searcy & Andersson (1986). Navrhli, že u druhů, u nichž roste velikost repertoáru spolu s věkem, samice preferují páření se samci s větším repertoárem, protože tito samci jsou mnohem zkušenější, a tudíž jsou schopni poskytnout i lepší rodičovskou péči. Existuje mnoho způsobů, jak určit úroveň otcovské péče o potomky. Velmi často se měří počet tzv. krmných návštěv (Saetre et al. 1995, Mountjoy & Lemon 1997, Petteri Welling et al. 1997, Buchanan & Catchpole 2000a), dále se měří množství donesené potravy (Petteri Welling et al. 1997) či čas strávený inkubací vajec (například u špačka obecného, *Sturnus vulgaris*; Mountjoy & Lemon 1997, Komdeur et al. 2002). Prozatím jen málo studií diskutuje o otázce pozitivní korelace mezi věkem, velikostí repertoáru a rodičovskou péčí (Lampe & Espmark 1994, Lampe & Saetre 1995) a ještě méně studií tuto domněnku doposud testovalo (Mountjoy & Lemon 1997, Buchanan & Catchpole 2000a). Navíc se mi nepodařilo nalézt ani jednu práci významně podporující původní hypotézu Searcyho a Anderssona.

Další možnou příčinou, proč samice preferují starší samce, může být jejich predispozice pro dlouhověkost či větší životaschopnost a podle hypotézy „dobrých genů“ či hypotézy „kompatibilních genů“ (více viz „Mimopárové kopulace“) by tím samice měla obdržet výhodu pro své potomky. Například Hasselquist et al. (1996) prokázali, že starší samci s větším repertoárem měli životaschopnější potomky. Navíc v případě delšího života se samci mohou rozmnožovat vícekrát, a tím pádem po sobě zanechají i větší množství potomků, tedy mají větší celkový reprodukční úspěch. Souvislost mezi počtem potomků, jejich životaschopností a velikostí repertoáru byla nalezena například u sýkory koňadry (Lambrechts & Dhondt 1986) a také u strnádce zpěvného (Reid et al. 2005a).

Samice by tedy pravděpodobně mohla díky páření se starším samcem získat zisk přímý, například v podobě samčí rodičovské péče, i nepřímý, v podobě genů pro dlouhověkost, jež mohou její potomci zdědit po otci. Zvláště v případě druhů, u nichž repertoár koreluje s věkem, jako je například špaček obecný (Eens et al. 1992, Mountjoy & Lemon 1996, Absil et al. 2003) či lejsek černohlavý (Espmark & Lampe 1993, Balsby & Hansen 2010), u nichž

byla prokázána preference samic pro velký repertoár v jiných studiích (Eens et al. 1991, Mountjoy & Lemon 1996, Lampe & Epsmark 2003, Lampe & Saetre 1995), by repertoár mohl sloužit jako indikátor zkušenosti, životaschopnosti či dlouhověkosti. Výše uvedené práce však primárně testovaly jiné hypotézy, a proto nejsou použitelné pro stanovení jasného závěru, zdali si samice vybírají samce s velkým repertoárem, protože ten jim indikuje jejich věk a z toho plynoucí výše zmíněné zisky.

Samčí rodičovská péče

Poměrně nedávno se někteří autoři zabývali otázkou, zdali další možnou příčinou, proč by samice mohly upřednostňovat samce vlastníci větší repertoár, mohlo být, že by velikost repertoáru mohla samicím sloužit jako ukazatel samčí rodičovské péče (Buchanan & Catchpole 2000a, Rinden et al. 2000). Samice by si měla vybírat samce na základě jeho rodičovských schopností, zejména pokud je úroveň této péče rozdílná mezi jednotlivými samci, protože tím je ovlivněn i její reprodukční úspěch (Searcy 1979). Takové zvýšené rodičovské úsilí napomáhá tomu, že potomci těchto otců můžou být těžší či mohou mít lepší kondici, a to již v hnízdě, což je důležitá predispozice pro budoucí přežití (Magrath 1991). Studie provedená Buchananem & Catchpolem (2000a) na rákosníku proužkovaném potvrdila, že zvýšením počtu krmných návštěv otce se zvýšila hmotnost mlád'at v hnízdě. Autoři navíc objevili korelaci mezi velikostí repertoáru a hmotností mlád'at, žádný takový vztah však nebyl nalezen u rákosníka velkého (Hasselquist et al. 1996). Intenzivnější samčí péče také může zkrátit čas strávený v hnízdě, kdy jsou potomci nejzranitelnější, čímž se sníží risk predace, což je jeden z významných faktorů ovlivňující reprodukční úspěch (Buchanan & Catchpole 2000a).

Kromě výše zmíněných prací existují i další práce, které původní předpoklad neprokázaly. Například studie provedená na špačku obecném (Mountjoy & Lemon 1997) a ani novější studie provedená Rindenem et al. (2000) na lejsku černohlavém nenalezla vztah mezi velikostí repertoáru a otcovskou péčí. V posledně zmíněné studii navíc autoři využili zajímavou techniku pro zkoumání velikosti samčí rodičovské péče. Proto, aby byli schopní přesně určit, jak moc se samec zapojuje do krmení, dočasně odstraňovali samice. Nicméně sami autoři si nejsou jistí touto metodou, protože samec a samice nemusí při krmení mlád'at pracovat nezávisle jeden na druhém. Mohou svoji rodičovskou péči měnit dle aktuálních podmínek a navíc mohou kooperovat, například někdy při absenci jednoho partnera může druhý partner zvýšit počet krmných návštěv (Saetre et al. 1995). Často se také stává, že se partneři mohou starat mnohem více o potomky, pokud se páří s kvalitnějším partnerem

(Burley 1986, Hill 1991). Takový kvalitní pár by si pravděpodobně mohl dokonce dovolit vychovávat i více mláďat. Z toho vyplývá, že by samice mohly také více investovat do svých potomků. Toto se mimo jiné potvrzuje i v nové studii, kde se prokázalo, že samice při páření s atraktivnějším samcem produkují více vajec (Horváthová et al. 2012).

Prozatím nebyla věnována dostatečná pozornost problematice, zda by velikost repertoáru mohla korelovat se samčí rodičovskou péčí. Ani nebylo provedeno dostatečné množství studií na potvrzení či jednoznačné vyvrácení této možnosti. Sice jsem našla pouze jednu studii, která předpoklad podporovala, nicméně v jiných studiích na odlišných charakteristikách zpěvu, byly nalezeny korelace mezi otcovskou péčí a konkrétně například tempem zpěvu (Greig-Smith 1982, Petteri Welling et al. 1997). Z toho plyne, že velikost repertoáru nemusí být vhodným ukazatelem rodičovské péče ze strany otce, avšak jiné charakteristiky zpěvu by být mohly.

Míra parazitace

Je všeobecně známo, že samice často dávají přednost přehnaným sexuálně selekčním znakům při výběru partnera (např. Andersson 1994, Draganoiu et al. 2002). To může být dáno například tím, že samec tímto způsobem signalizuje svůj aktuální zdravotní stav, respektive míru parazitismu. Pokud má ale zpěv sloužit jako indikátor parazitismu, musí být nějaká jeho charakteristika negativně ovlivňována mírou parazitismu (Garamszegi 2005). Existují dva různé mechanismy, které mohou vysvětlit toto negativně ovlivněné signalizování. Prvním mechanismem je „handicap princip“ (Zahavi 1975), který předpokládá, že signály by měly být spolehlivé, protože náklady na podvádění jsou až příliš vysoké na to, aby to bylo vůbec možné. Tudíž i kvalita nebo komplexita zpěvu nakaženého bude snížena v důsledku infekce (Buchanan et al. 1999). Druhý mechanismus tzv. „levných signálů“ je oproti prvnímu energeticky méně nákladný. Tento model však předpokládá, že nějaký vhodný signalizační systém umožní vysílajícímu poskytnout detailní a spolehlivé informace o sobě samém, tedy i o vlastnostech jeho genů (Wedekind 1994). Většinou se tento model dává do souvislosti s chemickými signály, avšak i ptačí zpěv může potencionálně obsahovat stabilní signály, které nejsou ovlivněny aktuální fyzickou kondicí jedince (Gil & Gahr 2002). Ty pak mohou indikovat kvalitu jedince, včetně resistance proti parazitům (Garamszegi 2005).

Na základě klíčového předpokladu, že velikost repertoáru je negativně ovlivněna mírou parazitismu, bylo vytvořeno několik hypotéz. Nejvýznamnější a nejznámější hypotézu, která předpokládá, že parazité ovlivnili evoluci sexuální selekce, vytvořili Hamilton & Zuk (1982). Podle této hypotézy tato evoluce sexuální selekce může proběhnout, jen pokud exprese zpěvu,

tedy i velikost repertoáru, odráží napadení samce parazity. A navíc pro správné fungování této hypotézy by se měl hostitel koevolučně vyvíjet spolu se svým parazitem. Výsledkem by mělo být vytvoření alespoň částečné resistance proti parazitům, která by měla být navíc dědičná (Hamilton & Zuk 1982). V poměrně nedávné práci (Garamszegi 2005) se navíc uvádí, že by parazité měli ovlivnit hostitelovu životaschopnost a/nebo jeho reprodukční úspěch. A navíc by příjemci zpěvu měli přizpůsobit svoji odpověď podle toho, jakou informaci dostali o zdravotním stavu vysílajícího. Samice by se tedy v ideálním případě měla spárovat s nenapadeným nebo minimálně napadeným samcem vlastním velký repertoár, a tak by měla získat i nepřímý zisk v podobě dobrých resistantních genů pro své potomky.

Tato hypotéza, konkrétně korelace mezi velikostí repertoáru a odolností proti parazitům, nebyla prozatím mnohokrát testována na pěvcích, nicméně již byla potvrzena u rákosníka proužkovaného (Buchanan et al. 1999), avšak v jiných studiích na vlhovci červenokřídlem (Weatherhead et al. 1993) a lejsku bělokrkém, *Ficedula albicollis*, (Garamszegi et al. 2004) selhala.

V nedávno vydané rešerši věnované vztahu mezi ptačím zpěvem a parazitismem dochází autor k závěru, že značné množství konkrétních příkladů napovídá, že ptačí zpěv by mohl samicím sloužit jako indikátor zdravotního stavu samce. Nicméně díky existenci významného počtu studií, které došly k negativním výsledkům, je vytvoření obecného ustanovení, zda zpěv opravdu funguje jako ukazatel zdravotního stavu či nikoliv, prozatím nemožné (Garamszegi 2005).

Například velikost repertoáru, jakožto spolehlivého ukazatele míry nakažení, by mohla být teoreticky vysvětlena pomocí výše zmíněného handicap principu. Je poměrně zřejmé, že samci nemohou podvádět, protože by asi jen těžko mohli předstírat, že mají větší repertoár. Avšak pro jeho správné fungování je ještě zapotřebí, aby schopnost vlastnit velký repertoár byla nákladná. Tato otázka však prozatím není zcela objasněna. Proto i v případě velikosti repertoáru není prozatím možné učinit obecné ustanovení, zda může fungovat jako spolehlivý signál naznačující aktuální zdravotní stav jedince.

4. Závěr

Preference samic pro samce vlastní větší repertoár byla prokázána u několika druhů pěvců, jak u druhů u nichž se měří tzv. slabikový repertoár, jako je kupříkladu zebříčka pestrá, *Taenopygia guttata*, (Collins 1999), kanár divoký, *Serinus canaria*, (Gil et al. 2004, Pasteau et al. 2004), lejsek černohlavý (Lampe & Saetre 1995) a pěnkava obecná, *Fringilla coelebs*, (Leitão et al. 2006), tak i u druhů, u nichž se zkoumá tzv. repertoár typů zpěvu, jimiž jsou například sýkora koňadra (Baker et al. 1986), lemčík hedvábný, *Ptilonorhynchus violaceus*, (Coleman et al. 2007), vlhovec hnědohlavý, *Molothrus ater*, (Hosoi et al. 2005) a strnaded zpěvný (Searcy & Marler 1981, Reid et al. 2004). U některých druhů, kde byla prokázána preference samic pro větší repertoár, dokonce bylo zkoumáno obojí, jak slabikový, tak i repertoár typů zpěvu. Jako například u špačka obecného, u nějž Mountjoy & Lemon (1996) zjišťovali počet frází, tedy velikost slabikového repertoáru, a Eens et al. (1991) měřili velikost repertoáru typů zpěvu.

Jak jsem již uvedla, velikost repertoáru se pravděpodobně vyvinula jako důsledek sexuální selekce, kdy si samice vybírají svého partnera na základě v jeho rozdílu. Pokud má však toto vše proběhnout, samice musí získat nějaký zisk díky rozmnožování se samcem s větším repertoárem, ať už v podobě přímého zisku pro sebe samotnou nebo nepřímého pro své potomky. Z tohoto důvodu by velikost repertoáru měla být spolehlivým ukazatelem určité vlastnosti samce, například kondice či životaschopnosti (Nowicki & Searcy 2005). Z toho logicky vyplývá, že by se samcům mohlo velmi vyplatit podvádět a přitom zveličovat své kvality. Avšak tím pádem by samice nezískaly vůbec žádnou výhodu při páření s takovým samcem, proto musí být spolehlivost signálů zaručena nějakým mechanismem (Searcy & Nowicki 2005).

Existuje mnoho hypotéz, které se snaží vysvětlit spolehlivost vysílaného signálu. Jedním možným mechanismem je tzv. handicap princip (Zahavi 1975), který předpokládá, že vysílání spolehlivého signálu je nákladné, neboli vlastnosti indikující kvalitu samce zároveň znamenají nevýhodu pro přežívání. Proto si méně kvalitní samci nemohou dovolit takový signál vůbec vytvořit. Tento princip funguje jen v případě, kdy dědičnost handicapu je menší než dědičnost kvality nebo kdy je handicap relativně malý vzhledem ke kvalitě. Tato hypotéza by mohla teoreticky vysvětlit preferenci samic pro větší repertoár. Zpěv již sám o sobě je nákladný časově i energeticky (Oberweger & Goller 2001). Navíc některé aspekty zpěvu potřebují zvlášť komplexní motorické schopnosti (Halle et al. 2003). Pokud však mláďata trpí tzv. nutričním stresem (Nowicki et al. 1998), je negativně ovlivněn jejich vývoj a budoucí kvalita. Celková horší kondice by se pak mohla odrazit i ve velikosti repertoáru. Například

by se mohl narušit vývoj jejich mozkových struktur, které jim umožňují lépe se učit zpěvy a tím pádem i vlastnit velký repertoár (Nowicki & Searcy 2004). V této souvislosti se poměrně často diskutuje o pozitivních korelacích mezi velikostí repertoáru a velikostí mozkové struktury HVC neboli „higher vocal center“ (Nottebohm et al. 1981, Szekely et al. 1996). Z těchto důvodů by komplexnější zpěv mohl samičím indikovat kvalitu a schopnosti samce (Mountjoy & Lemon 1996, Lampe & Espmark 2003).

Dalším možným vysvětlením je hypotéza založená na geografickém původu. Podle ní by samice měly získat výhodu při páření s lokálními samci, protože tito samci by měli být geneticky lépe adaptováni na lokální podmínky (Nottebohm 1972, Baker & Cunningham 1985). Avšak i tato metoda má své nevýhody pro zevšeobecnění. Například druhy s makrogeografickou variabilitou jsou vzdáleny tak, že je jen malá pravděpodobnost, že by se samice se samcem vůbec setkali (Searcy et al. 2002). Dalším problémem je, že samci některých druhů se učí svůj zpěv až po jejich disperzi, naučí se tedy dialekt až v místě jejich uhnízdění (Baptista & Morton 1988). Podle této hypotézy by se samcům pravděpodobně vyplatilo mít větší repertoár už jen z toho důvodu, aby tím dávali najevo svou schopnost adaptace na místní podmínky na území o mnohem větším rozsahu. Toto by mohlo platit zejména na rozhraní dvou dialektů, samci by pak, v případě vlastnění repertoáru obsahujícího zpěvy z obou dialektů, měli možnost získat partnerky z obou území, a tím by se pravděpodobně i zvýšily jejich šance na rozmnožení.

Dále existuje tzv. Fisherova hypotéza, která předpokládá, že se samičí preference pro určitou vlastnost stane geneticky korelovanou s preferovanými znaky, a tím se oboje stane přehnané (Fisher 1930, Andersson 1994). Přičemž původně tyto přehnané znaky nemusely mít jakýkoliv význam jako indikátor kvality samce. Jednodušeji řečeno, samice si začnou vybírat samce podle určité atraktivní vlastnosti. Díky tomu, že se vybíravá samice bude pářit se samcem, který splňuje tato kritéria, je vysoká pravděpodobnost, že i potomstvo zdědí jak vlohy pro vybíravost, tak vlohy pro nesení dané vlastnosti a poté nastane, podle této hypotézy, kolotoč, kdy i další generace budou preferovat danou vlastnost. Díky tomu by mělo dojít i k zesílení dané vlastnosti (Storch 1996). Takto může Fisherova hypotéza poměrně snadno vysvětlit samičí preferenci pro větší repertoár (Nowicki & Searcy 2005).

Dalším mechanismem je hypotéza upoutání pozornosti (tzv. Sensory bias), která předpokládá, že samičí preference pro určitý samčí fenotypový znak se původně vůbec nevyvinuly ve spojitosti s pářením (Ryan & Rand 1993, Ryan 1998), nýbrž se jednotlivé znaky vyvinuly na základě přitažlivosti pro samice. Díky způsobu fungování smyslového vnímání samic jsou některé charakteristiky samců schopné více přitáhnout pozornost samic.

Proto samice tyto samce preferují a až posléze se tyto již existující znaky začaly využívat pro rozpoznávání kvalit. Hypotéza upoutání pozornosti byla několikrát navržena jako možné vysvětlení velikosti repertoárů (Searcy 1992, Collins 1999).

Předpokládám, že pravděpodobně existují i další hypotézy, které by dokázaly vysvětlit, respektive navrhnout, příčinu preference samic pro větší repertoár. I přesto se však dnes domníváme, že preference samic pro komplexnější repertoár rozhodně neplatí u všech druhů (Byers & Kroodsma 2009, Soma & Garamszegi 2011). Jednou z mnohých příčin může být, že prozatím není možné přímo testovat vztah mezi velikostí repertoáru a preferencí samic, a to ani přes stále probíhající rozvoj moderních technologií a vývoj nových softwarů (Byers & Kroodsma 2009). V laboratořích nikdy nedokážeme nasimulovat dokonalé podmínky a v terénu naopak nikdy nedokážeme posbírat všechny relevantní údaje.

Pokusila jsem se zjistit, zdali je možné, že samičí výběr ovlivní komplexnost repertoáru u druhů, u nichž je celková velikost repertoáru, kterou jednotliví samci mohou vlastnit, malá, průměrná či velká. Například střední velikosti slabikového repertoáru samců jsou malé u lindušky horské, *Anthus spinoletta*, 3.2 ± 0.8 (Rehsteiner et al. 1998), průměrné u hýla mexického 12.25 ± 0.63 (Nolan & Hill 2004) a velké u budníčka většího 29.69 ± 9.38 (Gil & Slater 2000). Možným předpokladem bylo, že u druhů s malou velikostí repertoáru by samice opravdu mohly zakládat svůj výběr na komplexnosti, zatímco u druhů, u nichž je repertoár přímo „obrovský“, samice využijí jiný klíč. Protože u takových druhů by samici trvalo velmi dlouho než by zjistila, jak velký repertoár samec takového druhu vůbec má. Proto by pravděpodobně založila svůj výběr na základě nějakého jiného fenotypového znaku, například by si mohla vybírat podle nějaké struktury ve zpěvu. Tato struktura by mohla být velmi energeticky nákladná či by mohla být velmi náročná na samotné provedení. V tomto směru se v poslední době velmi diskutuje o tzv. „sexy slabikách“ (Vallet & Kreutzer 1995, Vallet et al. 1998, Leitner & Catchpole 2002), které by samice mohly využívat při výběru partnera.

Nicméně při porovnání velikostí repertoárů a výsledků jednotlivých studií jsem nenalezla žádný signifikantní vztah mezi velikostmi repertoárů u jednotlivých druhů a pozitivními či negativními výsledky studií. Například u výše zmíněné lindušky horské se neprokázala spojitost mezi velikostí repertoáru a preferencí samic (Rehsteiner et al. 1998), ale prokázala se korelace mezi vlastněním slabiky „Snarr“. Samci s vysokým tempem „Snarr“ byli spíše spárováni než samci s nižším hodnocením. Tedy i na druh s malou velikostí repertoáru by se dala aplikovat teorie o „sexy slabice“. Oproti tomu u druhů s velkou velikostí repertoáru, jako je například lejsek černohlavý, se našla korelace mezi preferencí samic a velikostí

repertoáru. Lampe & Epsmark (2003) prokázali, že samci s větším repertoárem se více párují než samci vlastníci menší repertoár, konkrétně střední velikost repertoáru u spárovaných samců byla 29, zatímco u nespárovaných 20,5. Navíc prozatím nebylo testováno, zdali velikost repertoáru hraje nějakou roli při výběr partnera u druhů s doslova ohromným repertoárem. Například slavík obecný, který patří mezi druhy s „neukončeným učením“, tedy u něj velikost repertoáru roste s věkem (Kiefer et al. 2006, Kiefer et al. 2009), se jeví jako, že má nekonečný repertoár. Kipper et al. (2004) zjistili, že velikost repertoáru slavíka se pohybuje od 151 do 231 typů zpěvu.

Proto je dnes již poměrně jasné, že repertoár se rozhodně nedá použít jako všeobecný ukazatel kvality samce či jeho různých charakteristik, jako je například kvalitní teritorium, věk a mnohé další, u všech druhů. Avšak i u druhů, u nichž se prozatím prokázalo, že je velikost repertoáru pro samice relevantní, by pravděpodobně bylo zajímavé tyto výsledky znovu ověřit. Protože mnoho prací je z doby, kdy tehdejší technologie ani neumožňovala zkoumat něco jiného než velikost repertoáru, a proto se o ničem jiném ani neuvažovalo. Často se tedy stává, že novější studie přinášejí rozdílné výsledky. Tak je tomu například v případě laboratorní studie provedené na zebříčce pestré (Collins 1999, Holveck & Riebel 2007) či terénní studie na rákosníku velkém (Hasselquist et al. 1996, Forstmeier & Leisler 2004). K rozdílným výsledkům autoři také docházejí i u různých typů studií, jako je tomu například u špačka obecného, kdy laboratorní a terénní výzkumy došly k opačným výsledkům (Gentner & Hulse 2000, Mountjoy & Lemon 1996).

Dle mého názoru je dnes už poměrně jasné, že velký repertoár není vždy hlavním „lákadlem“ pro samice. Samice pravděpodobně dávají přednost kvalitě přednesu či nějaké konkrétní struktuře ve zpěvu, která jim bude signalizovat kvality samce. Nicméně pokud samec vlastní velký repertoár, je asi pravděpodobnější, že takovou strukturu ve svém repertoáru má. Navíc vlastnění velkého repertoáru může být často pro samce velmi výhodné. Například se velký repertoár může samcům hodit i v případě tzv. „song-type matchingu“ (přesného překrývání zpěvu mezi samci), který je většinou považován za vysoký projev agrese (Vehrencamp 2001, Logue & Forstmeier 2008). Samci s větším repertoárem by měli v těchto soubojích obstát lépe.

Na závěr je třeba zmínit relativně novou teoretickou práci, ve které se autoři domnívají, že evoluce komplexního repertoáru je řízena samci s horším přednesem zpěvu (Logue & Forstmeier 2008). Principem této hypotézy je, že by si samice měly srovnávat samce na základě jejich přednesu a v případě dvou samců se stejným zpěvem by si pravděpodobně měly zvolit toho s lepším provedením. Proto by se ti horší samci měli snažit vyhnout

„song-type matching“, a to tak, že by měli raději volit nové typy zpěvů, které by nebylo možné kopírovat a pro samice by byly unikátní, a kvůli tomu možná i přitažlivé (Logue & Forstmeier 2008). Bohužel jsem zatím nenalezla žádný relevantní výzkum, který by tuto hypotézu přímo podporoval či vyvracel. Avšak ve své budoucí diplomové práci se chci pokusit otestovat tuto hypotézu na lindušce lesní, druhu, kde samci mají středně velký repertoár a při zpěvných soubojích „song-type matching“ používají.

5. Seznam literatury

- Absil P., Pinxten R., Balthazart J. & Eens M., (2003): Effect of age and testosterone on autumnal neurogenesis in male European Starlings (*Sturnus vulgaris*). Behavioural Brain Research, Vol. 143, 15-30.
- Akçay E. & Roughgarden J. (2007): Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. Evolutionary Ecology Research, Vol. 9, 855-868.
- Alatalo R. V., Lundberg A. & Glynn C. (1986): Female Pied Flycatchers choose territory quality and not male characteristics. Nature, Vol. 323, 152-153.
- Andersson M. B. (1994): Sexual Selection. Princeton University Press, 599 stran.
- Baker M. C. & Cunningham M. A. (1985): The biology of bird-song dialects. Behavioral and Brain Sciences, Vol. 8, 85-100.
- Baker M. C., Tore K. B., Lampe H. & Epsmark Y. (1986): Sexual response of female Great Tits to variation in size of male's song repertoires. The American Naturalist, Vol. 128, 491-498.
- Balsby T. J. S. & Hansen P. (2010): Element repertoire: change and development with age in Whitethroat *Sylvia communis* song. Journal of Ornithology, Vol. 151, 469-476.
- Baptista L. F. & Morton M. L. (1988): Song learning in montane White-crowned Sparrows: From whom and when? Animal Behaviour, Vol. 36, 1753-1764.
- Beecher M. D., Campbell S. E. & Nordby J. C. (2000): Territory tenure in Song Sparrows is related to song sharing neighbours, but not to repertoire size. Animal Behaviour, Vol. 59, 29-37.
- Bell B. D., Borowiec M., Lontkowski J. & Pledger S. (2004): Short records of Marsh Warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success. Journal of Ornithology, Vol. 145, 8-15.
- Bioacoustics Research Program. (2011). Raven Pro: Interactive sound analysis software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY, United States: The Cornell Lab of Ornithology. <http://www.birds.cornell.edu/brp/raven/raven>.
- Birkhead T. R. (1998): Sperm competition in birds. Reviews of reproduction, Vol. 3, 123-129.
- Brown J. L. (1997): A theory of mate choice based on heterozygosity. Behavioral Ecology, Vol. 8, 60-65.
- Buchanan K. L. & Catchpole C. K. (1997): Female choice in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: Multiple cues from song and territory quality. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, Vol. 264, 521-526.
- Buchanan K. L. & Catchpole C. K. (2000a): Song as an indicator of male parental effort in the Sedge Warbler. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, Vol. 267, 321-326.
- Buchanan K. L. & Catchpole C. K. (2000b): Extra-pair paternity in the socially monogamous Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* as revealed by multilocus DNA fingerprinting. Ibis, Vol. 142, 12-20.
- Buchanan K. L., Catchpole C. K., Lewis J. W. & Lodge E. (1999): Song as an indicator of parasitism in the Sedge Warbler. Animal Behaviour, Vol. 57, 307-314.
- Burley N. (1986): Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. The American Naturalist, Vol. 127, 415-445.
- Byers B. E. & Kroodsma D. E. (2009): Female mate choice and songbird song repertoires. Animal Behaviour, Vol. 77, 13-22.
- Byers B. E. (2007): Extrapair paternity in Chestnut-sided Warblers is correlated with consistent vocal performance. Behavioral Ecology, Vol. 18, 130-136.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (2008): Bird song, biological themes and variations. Second Edition. Cambridge University Press, 335 stran.
- Catchpole C. K. (1980): Sexual selection and the evolution of complex song among European Warblers of the genus *Acrocephalus*. Behaviour, Vol. 74, 144-166.
- Catchpole C. K. (1986): Song repertoires and reproductive success in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Behavioral Ecology and Sociobiology, Vol. 19, 439-445.
- Catchpole C. K. (1987): Bird song, sexual selection and female choice. Trends in Ecology & Evolution. Vol. 2, 94-97

- Coleman S. W., Patricelli G. L., Coyle B., Siani J. & Borgia G. (2007): Female preferences drive the evolution of mimetic accuracy in male sexual displays. *Biology letters*, Vol. 3, 436-466.
- Collins S. A. (1999): Is female preference for male repertoires due to sensory bias? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 266, 2309-2314.
- Cuthill I. C. & MacDonald W. A. (1990): Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the Blackbird *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 26, 209-216.
- Černý W. & Drchal K. (1990): *Průvodce přírodou: Ptáci*. Aventinum, 351 stran.
- Draganoiu T. I., Nagle L. & Kreutzer M. (2002): Directional female preference for an exaggerated male trait in Canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 269, 2525-2531.
- Eens M., Pinxten R. & Verheyen R. F. (1991): Male song as a cue for mate choice in the European Starling. *Behaviour*, Vol. 116, 210-238.
- Eens M., Pinxten R. & Verheyen R. F. (1992): No overlap in song repertoire size between yearling and older startlings *Sturnus vulgaris*. *IBIS*, Vol. 134, 72-76.
- Espmark Y. O. & Lampe H. M. (1993): Variations in the song of the Pied Flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*, Vol. 5, 33-65.
- Ferry C. (1947): Observations sur le chant du pipit des prés. *Alauda*, Vol. 15, 209-220.
- Figuerola H. (2007): XBAT-Extensible bioacoustic tool (Revision 5) [Computer software]. Bioacoustics Research Program, Ithaca, NY, United States: The Cornell Laboratory of Ornithology. <http://xbat.org/home.html>
- Fisher R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 318 stran.
- Forslund P. & Pärt T. (1995): Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 10, 374-378.
- Forstmeier W. & Leisler B. (2004): Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the Great Reed Warbler: changing patterns in space and time. *Behavioral Ecology*, Vol. 15, 555-563.
- Forstmeier W., Kempenaers B., Meyer A. & Leisler B. (2002): A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 269, 1479-1485.
- Garamszegi L. Z. (2005): Bird song and parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 59, 167-180.
- Garamszegi L. Z., Moller A. P., Török J., Michl G., Péczely P. & Richard M. (2004): Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology*, Vol. 15, 148-157.
- Gentner T. & Hulse S. (2000): Female European Starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behaviour*, Vol. 59, 443-458.
- Gil D. & Gahr M. (2002): The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 17, 133-141.
- Gil D. & Slater P. J. B. (2000): Song organisation and singing patterns of the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour*, Vol. 137, 759-782.
- Gil D., Leboucher G., Lacroix A., Cue R. & Kreutzer M. (2004): Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Hormones and Behavior*, Vol. 45, 64-70.
- Gil D., Slater P. J. B. & Graves J. A. (2007): Extra-pair paternity and song characteristics in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, Vol. 38, 291-297.
- Greig-Smith P. W. (1982): Seasonal patterns of song production by male Stonechats *Saxicola torquata*. *Ornis Scandinavica*, Vol. 13, 225-231.
- Griffith S. C., Owens I. P. & Thuman K. A. (2002): Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, Vol. 11, 2195-2212.
- Halle F., Gahr M. & Kreutzer M. (2003): Impaired recovery of syllable repertoires after unilateral lesions of the HVC of male domesticated canaries. *Animal Biology*, Vol. 53, 113-128.
- Hamilton W. D. & Zuk M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, Vol. 218, 384-387.
- Hasselquist D. (1994): *Male attractiveness, mating tactics and realized fitness in the polygynous Great Reed Warbler (PhD dissertation)*. Lund University, Sweden.

- Hasselquist D. (1998): Polygyny in Great Reed Warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology*, Vol. 79, 2376-2390.
- Hasselquist D., Bensch S. & von Schantz T. (1996): Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. *Nature*, Vol. 381, 229-232.
- Hiebert S. M., Stoddard P. K. & Arcese P. (1989): Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the Song Sparrow. *Animal Behaviour*, Vol. 37, 266-273.
- Hill C. E., Akçay Ç., Campbell S. E. & Beecher M. D. (2011): Extrapair paternity, song, and genetic quality in song sparrows. *Behavioral Ecology*, Vol. 22, 73-81.
- Hill G. E. (1991): Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, Vol. 350, 337-339.
- Holveck M. & Riebel K. (2007): Preferred songs predict preferred males: consistency and repeatability of Zebra Finch females across three test contexts. *Animal Behaviour*, Vol. 74, 297-309.
- Horváthová T., Nakagawa S. & Uller T. (2012): Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 279, 163-170.
- Hosoi S. A., Rothstein S. I. & O'Loghlen A. L. (2005): Sexual preferences of female Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater*) for perched song repertoires (Preferencias sexuales de hembras de *Molothrus ater* por repertorios de canto de percha). *The Auk*, Vol. 122, 82-93.
- Howard R. D. (1974): The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution*, Vol. 28, 428-438.
- *Johnson R. S. (1975): Messiaen. University of California Press, Berkeley, 221 stran.
- Kempnaers B., Verheyen G. R. & Dhondt A. A. (1997): Extra-pair paternity in the Blue Tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics and offspring performance. *Behavioral Ecology*, Vol. 8, 481-492.
- Kempnaers B., Verheyen G. R., Van den Broeck M., Burke T., Van Broeckhoven C. & Dhondt A. A. (1992): Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the Blue Tit. *Nature*, Vol. 357, 494-496.
- Kiefer S., Spiess A., Kipper S., Mundry R., Sommer C., Hultsch H. & Todt D. (2006): First-year common nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology*, Vol. 112, 1217-1224.
- Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Kipper S. & Mundry R. (2009): Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *Journal of Avian Biology*, Vol. 40, 231-236.
- Kipper S., Mundry R., Hultsch H. & Todt D. (2004): Long-term persistence of song performance rules in Nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour*, Vol. 141, 371-390.
- Kemperer Aweida M. (1995): Repertoires, territory size and mate attraction in Western Meadowlarks. *The Condor*, Vol. 97, 1080-1083.
- Komdeur J. (1992): Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles Warbler. *Nature*, Vol. 358, 493-495.
- Komdeur J., Wiersma P. & Magrath M. (2002): Paternal care and male mate-attraction effort in the European Starling in adjusted to clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 269, 1253-1261.
- Kroodsma D. E. (1977): Correlates of song organization among North American Wrens. *The American Naturalist*, Vol. 111, 995-1008.
- Lambrechts M. & Dhondt A. A. (1986): Male quality, reproduction, and survival in the Great Tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 19, 57-63.
- Lampe H. M. & Espmark Y. O. (1994): Song structure reflects male quality in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, Vol. 47, 869-876.
- Lampe H. M. & Espmark Y. O. (2003): Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis*, Vol. 145 (online), E34-E33.

- Lampe H. M. & Saetre G. (1995): Female Pied Flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 262, 163-167.
- Lanyon S. M. & Thompson C. F. (1986): Site fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male painted buntings. *Condor*, Vol. 88, 206-210.
- Leisler B., Beier J., Heine G. & Siebenrock K. (1995): Age and other factors influencing mating status in German Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*). *Japanese Journal of Ornithology*, Vol. 44, 169-180.
- Leisler B., Beier J., Staudter H. & Wink M. (2000): Variation in extrapair paternity in the polygynous Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal of Ornithology*, Vol. 141, 77-84.
- Leitão A., ten Cate C. & Riebel K. (2006): Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers. *Animal Behaviour*, Vol. 71, 1289-1296.
- Leitner S. & Catchpole C. K. (2002): Female canaries that respond and discriminate more between male songs of different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. *Journal of neurobiology*, Vol. 52, 294-301.
- Logue D. M. & Forstmeier W. (2008): Constrained performance in a communication network: Implications for the function of song-type matching and for the evolution of multiple ornaments. *The American Naturalist*, Vol. 172, 34-41.
- Magrath R. D. (1991): Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 60, 335-351.
- Marler P. & Slabbekoorn H. (2004): *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, 387 stran.
- Marshall R. C., Buchanan K. L. & Catchpole C. K. (2003): Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 270, S248-S250.
- Marshall R. C., Buchanan K. L. & Catchpole C. K. (2007): Song and female choice for extrapair copulations in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*. *Animal Behaviour*, Vol. 73, 629-635.
- McGregor P. K., Krebs J. R. & Perrins Ch. M. (1981): Song repertoires and lifetime reproductive success in the Great Tit (*Parus major*). *The American Naturalist*, Vol. 118, 149-159.
- Mennill D. J., Badyaev A. V., Jonart L. M. & Hill G. E. (2006): Male House Finches with elaborate songs have higher reproductive performance. *Ethology*, Vol. 112, 174-180.
- Messiaen O. (1955): *Le réveil des oiseaux, pour piano solo et orchestra: Partition d'orchestre*. Napsáno 1953. Durand (1955), 61 stran.
- Møller A. P. (1988): Spatial and temporal distribution of song in Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology*, Vol. 78, 321-331.
- Møller A. P. (1991): Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist*, Vol. 138, 994-1014.
- Mountjoy D. J. & Lemon R. E. (1991): Song as an attractant for male and female European Starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 28, 97-100.
- Mountjoy D. J. & Lemon R. E. (1996): Female choice for complex song in the European Starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 38, 65-71.
- Mountjoy D. J. & Lemon R. E. (1997): Male song complexity and parental care in the European Starling. *Behaviour*, Vol. 134, 661-675.
- Neff B. D. & Pitcher T. E. (2005): Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, Vol. 14, 19-38.
- Nicholson J. S., Buchanan K. L., Marshall R. C. & Catchpole C. K. (2007): Song sharing and repertoire size in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour*, Vol. 74, 1585-1592.
- Nilsson S. G. (1987): Limitation and regulation of population density in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 56, 921-937.
- Nolan P. M. & Hill G. E. (2004): Female choice for song characteristics in the House Finch. *Animal Behaviour*, Vol. 67, 403-410.

- Nordby J. C., Campbell S. E. & Beecher M. D. (2002): Adult Song Sparrows do not alter their song repertoires. *Ethology*, Vol. 108, 39-50.
- Nottebohm F. & Nottebohm M. E. (1978): Relationship between song repertoire and age in the Canary, *Serinus canarius*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Vol. 46, 298-305.
- Nottebohm F. (1972): The origins of vocal learning. *American Naturalist*, Vol. 106, 116-140.
- Nottebohm F., Kasparian S. & Pandazis C. (1981): Brain space for a learned task. *Brain Research*, Vol. 213, 99-109.
- Nowicki S. & Searcy W. A. (2004): Song function and the evolution of female preferences: Why birds sing and why brains matter. *The Behavioral Neurobiology of Bird Song* (Ziegler H. P. & Marler P., Eds.), New York Academy of Sciences, 704-723.
- Nowicki S. & Searcy W. A. (2005): Song and mate choice in birds: How the development of behaviour helps us understand function. *The Auk*, Vol. 122, 1-14.
- Nowicki S., Peters S. & Podos J. (1998): Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, Vol. 38, 179-190.
- Oberweger K. & Goller F. (2001): The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 204, 3379-3388.
- Pasteau M., Nagle L. & Kreutzer M. (2004): Preferences and predispositions for intra-syllabic diversity in female Canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, Vol. 141, 571-583.
- Petrusková T., Osiejuk T. S. & Petrusek A. (2010): Geographic variation in songs of the Tree Pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. *The Auk*, Vol. 127, 274-282.
- Petters Welling P., Rytönen S. O., Koivula K. T. & Orell M. I. (1997): Song rate correlates with paternal care and Survival in Willow Tits: Advertisement of male quality? *Behaviour*, Vol. 134, 891-904.
- Poesel A., Foerster K. & Kempenaers B. (2001): The dawn song of the Blue Tit *Parus caeruleus* and its role in sexual selection. *Ethology*, Vol. 107, 521-531.
- Procházka P. (2011): Strnad obecný, pták roku 2011. *Česká společnost ornitologická*, 19 stan.
- Rehsteiner U., Geisser H. & Reyer H. (1998): Singing and mating success in Water Pipits: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour*, Vol. 55, 1471-1481.
- Reid J. M., Arcese P., Cassidy A. L. E. V., Hiebert S. M., Smith J. N. M., Stoddard P. K., Marr A. B. & Keller L. F. (2004): Song repertoire size predicts initial mating success in male Song Sparrows, *Melospiza Melodia*. *Animal Behaviour*, Vol. 68, 1055-1063.
- Reid J. M., Arcese P., Cassidy A., Hiebert S. M., Smith J. N. M., Smith J. N. M., Stoddard P. K., Marr A. B., & Keller L. F. (2005a): Fitness correlates of song repertoire size in free-living Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *The American naturalist*, Vol. 165, 299-310.
- Reid J. M., Arcese P., Cassidy A., Marr A. B., Smith J. N. M. & Keller L. F. (2005b): Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 272, 481-487.
- Rinden H., Lampe H. M., Slagsvold T. & Espmark Y. O. (2000): Song quality does not indicate male parental abilities in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour*, Vol. 137, 809-823.
- Riviera-Gutierrez H. F., Pinxten R. & Eens M. (2011): Difficulties when assessing birdsong learning programmes under field conditions: A Re-evaluation of song repertoire flexibility in the Great Tit. *PloS ONE*, Vol. 6, e16003.
- Ryan M. J. & Rand A. S. (1993): Sexual selection and signal evolution: The ghost of biases past. *Philosophical Transactions: Biological Sciences, The Royal Society of London*, Vol. 340, 187-195.
- Ryan M. J. (1998): Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, Vol. 281, 1999-2003.
- Saetre G., Fossnes T. & Slagsvold T. (1995): Food provisioning in the Pied Flycatcher: Do females gain direct benefits from choosing bright-coloured males? *Journal of Animal Ecology*, Vol. 64, 21-30.
- Searcy W. A. & Andersson M. (1986): Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 17, 507-533.
- Searcy W. A. & Marler P. (1981): A Test for responsiveness to song structure and programming in female Sparrows. *Science*, Vol. 213, 926-928.

- Searcy W. A. & Nowicki S. (2005): The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling system, 270 stran.
- Searcy W. A. (1979): Female choice of mates: A general model for birds and its application to Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). The American Naturalist, Vol. 114, 77-100.
- Searcy W. A. (1982): The evolutionary effects of mate selection. Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 13, 57-85.
- Searcy W. A. (1984): Song repertoire size and female preferences in Song Sparrows. Behavioral Ecology and Sociobiology, Vol. 14, 281-286.
- Searcy W. A. (1992): Song repertoire and mate choice in birds. American Zoologist, Vol. 32, 71-80.
- Searcy W. A., McArthur P. D. & Yasukawa K. (1985): Song repertoire size and male quality in Song Sparrows. The Condor, Vol. 87, 222-228.
- Searcy W. A., Nowicki S., Hughes M. & Peters S. (2002): Geographic song discrimination in relation to dispersal distances in Song Sparrows. American Naturalist, Vol. 159, 221-230.
- Searcy W. A., Searcy M. H. & Marler P. (1982): The response of Swamp Sparrows to acoustically distinct song types. Behaviour, Vol. 80, 70-83.
- Sergio F. & Newton I. (2003): Occupancy as a measure of territory quality. Journal of Animal Ecology, Vol. 72, 857-865.
- Soma M. & Garamszegi L. Z. (2011): Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. Behavioral Ecology, Vol. 22, 363-371.
- Specht R. (2011): Avisoft-SASLab Pro, Version 5. 1. 23 [Computer software]. Avisoft bioacoustics, Berlin, Germany. <http://www.avisoft.com/>
- Sprau P. & Mundry R. (2010): Song type sharing in Common Nightingales, *Luscinia megarhynchos*, and its implications for cultural evolution. Animal Behaviour, Vol. 80, 427-434.
- Storch D. (1996): Pavi ocas: dobrá zpráva, módní výstřelek, nebo umělecké dílo? Vesmír 75, str. 453.
- Sundberg J. & Dixon A. (1996): Old, colourful male Yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. Animal Behaviour, Vol. 52, 113-122.
- Szekely T., Catchpole C., DeVoogd A., Zsuzsa M. & DeVoogd T. (1996): Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among European Warblers (Sylviidae). Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, Vol. 263, 607-610.
- *Thorpe W. H. (1954): The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. Nature, Vol. 173, 465.
- Trivers R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. Sexual selection and the descent of man. Aldine, 136-179.
- Tye A. (1992): Assessment of territory quality and its effect on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. Ibis, Vol. 134, 273-285.
- Vallet E. & Kreutzer M. (1995): Female Canaries are sexually responsive to special song phrases. Animal Behaviour, Vol. 49, 1603-1610.
- Vallet E., Beme I. & Kreutzer M. (1998): Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. Animal Behaviour, Vol. 55, 291-297.
- Vehrencamp S. L. (2001): Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, Vol. 268, 1637-1642.
- Weatherhead P. J., Metz K. J., Bennett G. F. & Irwin R. I. (1993): Parasite faunas, testosterone and secondary sexual traits in male Red-winged Blackbirds. Behavioral Ecology and Sociobiology, Vol. 33, 13-23.
- Wedekind C. (1994): Handicaps not obligatory in sexual selection for resistance genes. Journal of Theoretical Biology, Vol. 170, 57-62.
- Yasukawa K., Blank J. L. & Patterson C. B. (1980): Song repertoires and sexual selection in the Red-Winged blackbird. Behavioral Ecology and Sociobiology, Vol. 7, 233-238.

* sekundární citace

Yezerinac S. M. & Weatherhead P. J. (1997): Extra-pair mating, male plumage coloration and sexual selection in Yellow Warblers (*Dendroica petechia*). Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, Vol. 264, 527-532.

Zahavi A. (1975): Mate Selection – A selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology, Vol. 53, 205-214.

Další zdroje:

<http://avibase.bsc-eoc.org/>

6. Příloha

Tabulka druhů zmiňovaných v práci, informace převzaty z <http://avibase.bsc-eoc.org/>

česky	latinsky	anglicky
budníček lesní	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Wood Warbler
budníček menší	<i>Phylloscopus collybita</i>	Common Chiffchaff
budníček temný	<i>Phylloscopus fuscatus</i>	Dusky Warbler
budníček větší	<i>Phylloscopus trochilus</i>	Willow Warbler
drozdec mnohohlasý	<i>Mimus polyglottos</i>	Northern Mockingbird
hýl mexický	<i>Carpodacus mexicanus</i>	House Finch
kanár divoký	<i>Serinus canaria</i>	Island Canary
lejsek bělokrký	<i>Ficedula albicollis</i>	Collared Flycatcher
lejsek černohlavý	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Pied Flycatchers
lemčík hedvábný	<i>Ptilonorhynchus violaceus</i>	Satin Bowebird
lesňáček žlutotemenný	<i>Dendroica pensylvanica</i>	Chestnut-sided Warbler
linduška horská	<i>Anthus spinoletta</i>	Water Pipit
linduška lesní	<i>Anthus trivialis</i>	Tree Pipit
pěnkava obecná	<i>Fringilla coelebs</i>	Chaffinch
rákosník proužkovaný	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Sedge Warbler
rákosník velký	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Great Reed-Warbler
slavík obecný	<i>Luscinia megarhynchos</i>	Common Nightingale
strnad obecný	<i>Emberiza citrinella</i>	Yellowhammer
strnadec zpěvný	<i>Melospiza melodia</i>	Song Sparrows
sýkora koňadra	<i>Parus major</i>	Great Tit
špaček obecný	<i>Sturnus vulgaris</i>	Common Starling
vlhovec červenokřídlý	<i>Agelaius phoeniceus</i>	Red-winged Blackbird
vlhovec hnědohlavý	<i>Molothrus ater</i>	Brown-headed Cowbirds
vlhovec západní	<i>Sturnella neglecta</i>	Western Meadowlark
zebríčka pestrá	<i>Taenopygia guttata</i>	Zebra Finche

